

# Phylogenetische Aspekte der Furchungsmuster

von

Pio FIORONI \*

Mit 2 Tabellen und 1 Abbildung

## ABSTRACT

**Phylogenetical aspects of cleavage patterns.** — It is attempted to correlate the evolution of the cleavage patterns with the systematical division of the Bilateria in Archicoelomata, Gastro- and Notoneuralia.

## EINLEITUNG

Das auf HAECKEL (1866) und viele Vorläufer zurückgehende biogenetische Grundgesetz sagt in seiner inzwischen modifizierten Fassung aus, daß in der Ontogenese rezenter Tierformen Entwicklungszustände von Vorfahren rekapituliert würden. Es stellt u. E. nach wie vor einen guten gedanklichen Ansatzpunkt für den vergleichenden Embryologen dar.

Gemäß seinen Voraussetzungen sollten — sofern keine känogenetischen Abwandlungen der Entwicklung eingetreten sind — die frühesten Entwicklungsstadien einander am ähnlichsten sein, während die späteren Ontogenesephasen zunehmend divergieren.

Dies scheint auf den ersten Blick, wie u.a. auch SIEWING (1979) feststellt, hinsichtlich der Furchung nicht verwirklicht zu sein. Bereits innerhalb einer systematischen Einheit können große Furchungsunterschiede (vgl. Tab. 2) auftreten.

Selbst im Rahmen einer Art lassen sich gelegentlich unterschiedliche Segmentierungsmuster beobachten. Dies gilt etwa für die Turbellarie *Prorhynchus stagnalis* (total-aequal-radiäre bzw. spiralförmige Furchung (STEINBOECK und AUSSERHOFER 1950)) oder die Hydroiden *Clava squamata*, *Corydendrium parasiticum* und *Tubularia larynx* (totale bzw. gemischte Furchung (total/superfiziell) (vgl. MERGNER 1971)).

\* Prof. Dr. P. Fioroni, Lehrstuhl für Spezielle Zoologie, Zoologisches Institut, Hüfferstr. 1, D-4400 Münster, BRD.

Die vorliegende Studie betrachtet die Furchungsabläufe nicht isoliert, sondern unter Zugrundelegung systematisch-phylogenetischer Kriterien. Es wird sich dabei herausstellen, daß sich bei Berücksichtigung der erwähnten känogenetischen Entwicklungsvarianten die Furchungsmuster durchaus mit phylogenetischen Vorstellungen vereinbaren lassen.

Die vorhandene überreiche Literatur ist nur spärlich aufgeführt; verschiedene zitierte Studien des Autors führen zu weiteren Arbeiten. — Der Verfasser dankt Frl. S. Hodt für technische Mitarbeit.

Die im folgenden fettgedruckten eingeschobenen Zahlen beziehen sich auf Abb. 1.

## 2. VORAUSSETZUNGEN

Die Tabellen 1 und 2 charakterisieren kurz die wichtigsten Furchungstypen und und informieren über deren Verteilung im Tierreich.

Mit SIEWING (1979) sind wir der Auffassung, daß nur die determinativen, infolge ihres Mosaikcharakters die Aufstellung von Zellstambäumen (Cell-Lineage) ermöglichenden Furchungen sich auf echte Homologisierbarkeit prüfen lassen. Nur hier läßt sich die Bildungsleistung der Blastomeren exakt vergleichen, wie dies z. B. zwischen spiralig sich furchenden Mollusken und Polychaeten (SIEWING 1969, 1979, FIORONI 1982) möglich ist. Zur eindeutigen Charakterisierung einer Furchung muß ja nicht nur deren Ablauf an sich, sondern auch die weitere Entwicklung mit berücksichtigt werden.

Es sei betont, daß bei verschiedenen Tiergruppen die Furchungsmodalitäten unbekannt bzw. wenig erforscht sind. Auch lassen sie sich innerhalb der Nemathelminthes nur schwer einem bestimmten Furchungstyp zuordnen.

## 3. PHYLOGENETISCHE INTERPRETATION DER FURCHUNGSTYPEN

### 3.1 Die Basis

Die Radiärfurchung (1) wird mit SIEWING (1969 ff) als primär taxiert. Sie tritt bei basalen systematischen Grobeinheiten wie den Parazoen (2) und Cnidariern (1) auf. Innerhalb kleinerer Einheiten findet sie sich wiederum bei den ursprünglichen Gruppen. Dies gilt z. B. für die Tentaculaten und Hemichordaten (27) sowie für die Cyclostomen, „Altfische“ (31, 32) und Amphibien (35) innerhalb der Wirbeltiere. Zudem können evolvierte Furchungen wie die spiralige und die bilateralsymmetrische unschwer auf den radiärsymmetrischen Ausgangszustand zurückgeführt werden.

Anfänglich dürfte die Radiärfurchung infolge Dotterarmut aequal und mit einer langen Synchronieperiode verlaufen sein.

Innerhalb der Echinodermen zeigt die aequale Furchung von *Synapta* primitivere Verhältnisse als die Micro-, Macro- und Mesomeren ausbildende Echinoidenfurchung (9).

Bereits auf der Schwamm- und Hohltierstufe finden sich Abwandlungen. Bei den Parazoen können einzelne Zellen, die Kreuzzellen (2), früh determiniert sein. Diverse Cnidarien können unter Entwicklungsverkürzung eine bereits während der Furchung einsetzende Keimblattablösung (3) aufweisen, die wenig glücklich meist als Moruladelamination bezeichnet wird. Dies gilt für *Clava*, *Laomedea* und manch andere Hydrozoen sowie für *Renilla* und *Sympodium* unter den Anthozoa (vgl. FIORONI 1979 (Tab. 1)).

Dann kommt bei diversen Hydroiden, Scyphozoen und Anthozoen eine Pseudospiralfurchung (4) — obligat oder fakultativ — vor. Dies gilt übrigens auch für die Gastrotriche *Lepidodermella*. Es ist diese keine Spiralfurchung, da es sich nur um eine

einfache, nicht auf Brechungsfurchen beruhende Blastomerenverschiebung handelt. Die Spindelstellung ist typisch radiär; die sich verschiebenden Blastomeren rücken erst nachträglich in die Lücken.

Im weiteren sind sowohl bei Schwämmen (*Halisarca*) und verschiedenen Cnidariern (*Turritopsis*, *Eudendrium*) infolge mehr oder minder verspätetem Einzug von Blastomergrenzen alle Übergänge bis zur superfiziellen Segmentierung festzustellen (5, 6). Letztere kommt in zwei Typen (alle Furchungsenergidien gelangen nach außen; ein Teil derselben bleibt als Dotterzellen (Vitellophagen) im Dotter) vor. Dasselbe gilt für eine Reihe von Echinodermen wie diverse Crinoiden, den Asteroiden *Fromia*, die Echinoiden *Abatus*, *Amphipneustes* und *Hypsiechinus* sowie die Holothurien *Amphiura* und *Cucumaria* (10).

Echinodermenfurchungen können im übrigen auch bilateralsymmetrische Tendenzen zeigen.

Der superfizielle Furchungsmodus ist somit im Tierreich mehrfach und unabhängig voneinander entstanden.

Schließlich dürfte die von diversen Hydroiden (*Aequorea*, *Pennaria*, *Stomatoca*, *Turritopsis*) bekannte sog. irreguläre Furchung (7) auf ungünstige Haltungsbedingungen zurückzuführen sein; *Aequora* zeigt in Natur eine typische Radiärfurchung, in Aquarienkultur dagegen sehr irreguläre Furchungsbilder. Die irreguläre Hydroiden-Furchung stellt damit keinen realen Furchungstyp dar. Sie läßt im übrigen auf eine außergewöhnliche Regenerationsfähigkeit der Cnidarier-Entwicklung schließen.

### 3.2 Linie zu den Acnidaria

Die determinative disymmetrische Mosaikfurchung ist für die angesichts ihrer bilateralsymmetrischen Tendenzen und ihrer Mesenchymverhältnisse innerhalb der Coelenteraten evolvierten Ctenophoren (8) typisch. Sie dürfte sich, wenn heute auch Zwischenstufen fehlen, von der Radiärfurchung der Cnidarier herleiten lassen. Der disymmetrische Furchungstyp ist als Sonderevolution im Tierreich nur einmal verwirklicht worden.

### 3.3 Die Linie zu den Spiraliern

Die mosaikartige Spiralfurchung ist wohl angesichts ihrer Komplexität (vgl. Tab. 1) und der bei verschiedenen Tierstämmen übereinstimmenden Bildungsleistung der Blastomeren nur einmal, also monophyletisch entstanden.

Als Zwischenglied scheinen uns die archicoelomaten Phoroniden besonders wichtig; *Phoronopsis* (11) dürfte dem ursprünglichen, noch ohne Urmesodermzellen auskommenen Typ der Spiralfurchung entsprechen.

Die typische Spiralfurchung (12) ist ein wichtiges Merkmal der Großgruppe der Spiralia, zu welchen im Prinzip die Gastroneuralia gehören. Die durch eine ausgesprochen strenge Spiralsegmentierung ausgezeichneten Gruppen sind die Polychaeten, Echiuriden, Sipunculiden, Myzostomiden und manche der sich spiralförmig furchenden Mollusken.

Andere, aber u.a. infolge der Cell-Lineage unschwer auf den Typus zurückführbare Furchungen zeigen dagegen beträchtliche Abweichungen.

Der Wechsel von dotterarmer-aequaler zu dotterreicher-inaequaler Furchung führt im Extremfall bei dotterreichen Prosobranchiern zur Ausbildung von in ihrem späteren Entwicklungsverlauf teilungsarretierten Dottermakromeren (FIORONI 1979a). Die Ausbildung von während der frühen Teilungen aus dem Furchungsgeschehen hinausgenommenen Pollappen bei verschiedenen Polychaeten, Prosobranchiern, Bivalviern, Aplaco-

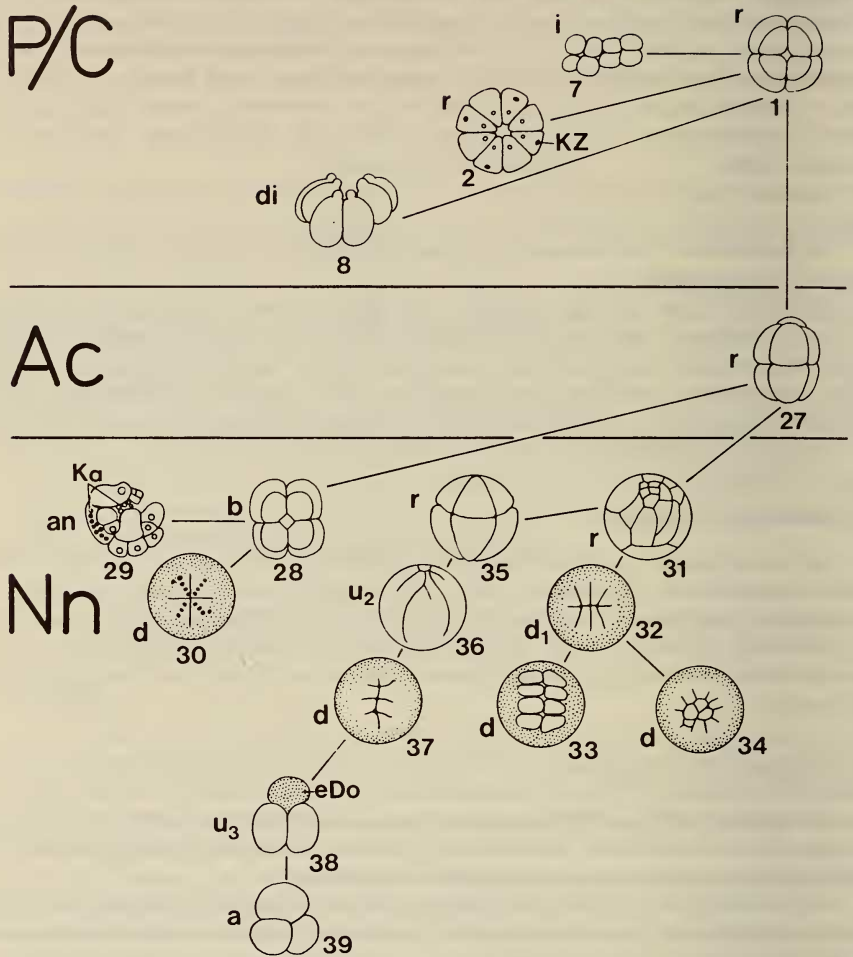
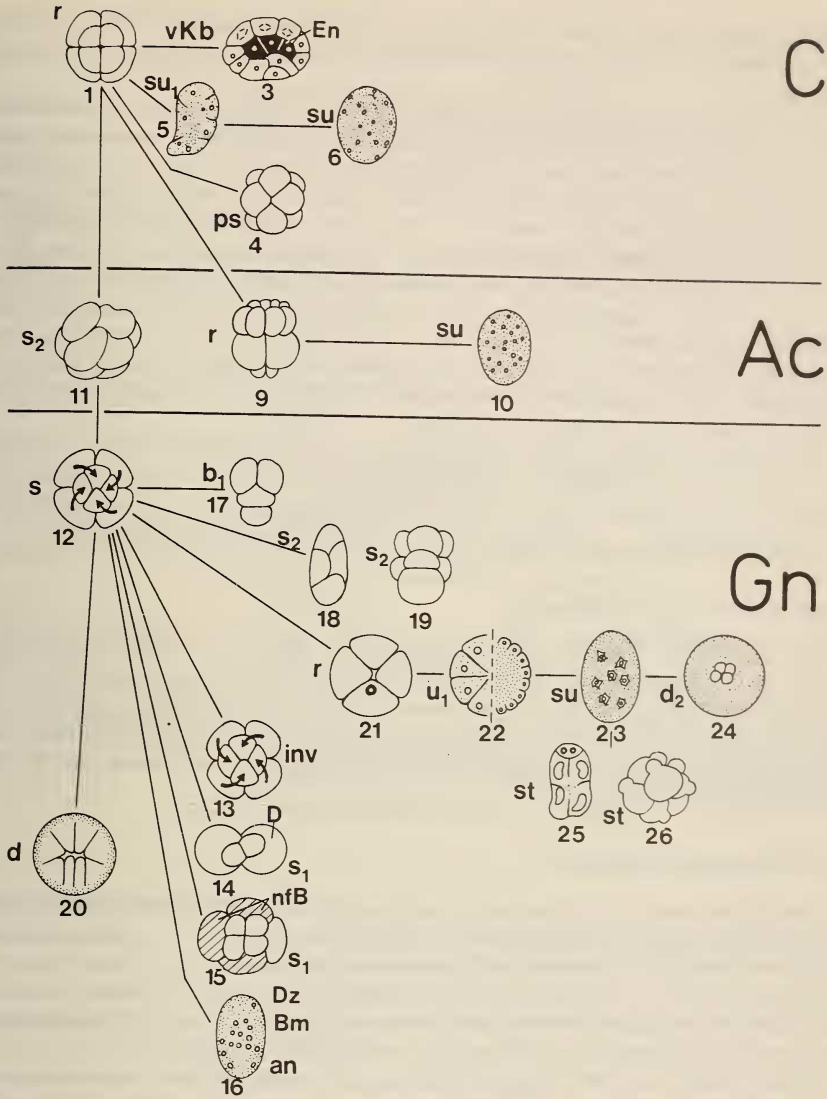


ABB. 1.

Schematische Übersicht des Vorkommens der wichtigsten Furchungstypen  
(nach zahlreichen Autoren und eigenen Befunden)

Systematische Abkürzungen: Ac: Archicoelomata, C: Coelenterata, Gn: Gastroneuralia,  
Nn: Notoneuralia, P: Parazoa

Abkürzungen zum Furchungsverlauf: B: Blastomeren, Du: Duettfurchung, Dz: Dotterzellen,  
eDo: eliminiertes Dotter, En: Entoderm, Fz: Follizelzellen, inv: inverse Furchung, Ka: Kalym-  
mocyten, Kz: Kreuzzelle, nfB: nicht formative Blastomeren, vKb: verfrühte Keimblat-  
tablösung („Morula-Delamination“). — Übrige Abkürzungen vergleiche Tabelle 2.



Beispiele: 1: idealisierter Typus, 2: *Sycon* (Calcarea), 3: *Clava* (Hydrozoa), 4: *Sagartia* (Anthozoa), 5: *Tubularia* (Hydrozoa), 6: *Eudendrium* (Hydrozoa), 7: *Turritopsis* (Hydrozoa), 8: *Beroë* (Ctenophora), 9: *Psammechinus* (Echinoidea), 10: *Cucumaria* (Holothurioidea), 11: *Phoronopsis* (Phoronida), 12: idealisierter Typus, 13: diverse Gastropoden, 14: *Convoluta* (Turbellaria), 15: *Erpobdella* (Hirudinea), 16: *Dendrocoelum* (Turbellaria), 17: *Parascaris* (Nematoda), 18: *Macracanthorhynchus* (Acanthocephala), 19: *Asplanchna* (Rotatoria), 20: *Loligo*, *Sepia* (Cephalopoda), 21: *Polyphemus* (Crustacea; Branchiopoda), 22: *Branchipus* (Crustacea; Branchiopoda), 23: idealisierter Typus, 24: *Euscorpio* (Chelicerata; Scorpiones), 25: vivipare Onychophora, 26: *Pselaphochermes* (Chelicerata; Pseudoscorpiones), 27: *Balanoglossus* (Entero-pneusta), 28: *Branchiostoma* (Acrania), 29: *Salpa* (Tunicata; Thaliacea), 30: *Pyrosoma* (Tunicata; Pyrosomida), 31: *Lepidosiren* (Osteichthyes; „Altfische“), 32: *Lepisosteus* (Osteichthyes; „Altfische“), 33: *Brachydanio* (Osteichthyes; Teleostei), 34: *Scyllium* (Chondrichthyes; Elasmobranchia), 35: *Rana* (Amphibia), 36: *Necturus* (Amphibia), 37: *Gallus* (Aves), 38: *Dasyurus* (Mammalia; Metatheria), 39: *Sus* (Mammalia; Eutheria).



phoren und den Myzostomiden (vgl. FIORONI 1979a) braucht dagegen nicht mit Dotterreichtum korreliert zu sein. Beide Sonderbildungen verändern aber nicht die Furchungssymmetrie.

Die Bivalvier sowie die durch eine sehr frühe Teloblastenbildung ausgezeichneten Clitellaten verzichten auf die Ausbildung des Kreuzes der Spirallier. Verschiedene Gastropoden der Prosobranchier-Gattungen *Buccinum* und *Neptunea* sowie der Pulmonaten-Genera *Physa*, *Lymnaea*, *Planorbarius*, *Ancylus*, *Clausilia* und *Helix* können eine genetisch bedingte, spiegelbildlich umgekehrte inverse Spiralfurchung (13) durchlaufen. Bei den Acoela (14) und Clitellaten gibt es die sog. Duettfurchung mit nur noch den Macromeren C und D, die entsprechend zur Ausbildung von Micromerenduetten führt. Dann ist bei der letzten Gruppe (15) auch das Vorkommen von nicht formativen Blastomeren A-C zu erwähnen.

In Anpassung an die Ausbildung von ectolecithalen, jeweils aus einer Oocyte und Dotterzellen zusammengesetzten Eiern ist die Spiralfurchung bei zahlreichen Plathelminthen (16) sekundär anarchisch geworden.

Die Nematelminthes dürften sich ebenfalls von den Spiraliern ableiten. Die Rotatorien (19) und Acanthocephalen (18) zeigen eine freilich stark abgewandelte Spiralfurchung. Die Furchung der Gastrotrichen und Nematoden (17) — bei den letzteren mit Chromatindiminution — ist dagegen stärker bilateralsymmetrisch orientiert.

### 3.4 Die Linie zu den Cephalopoden

Die reine Diskoidal-furchung der Tintenfische (20) ist ein abgeleiteter Zustand. Trotz ihrer Spirallierherkunft ist ihre Frühentwicklung ohne verbindendes Glied von derjenigen der übrigen Mollusken geschieden (Hiatus der Embryologie; FIORONI 1974, 1982, MANGOLD-FIORONI 1970). Entgegen der Ansicht BANDELS (1982) sind auch in der Anordnung der ersten Furchungsfurchen der Cephalopoden keine Spuren der Spiralfurchung mehr feststellbar!

### 3.5 Die Linie der Arthropoden

Die Arthropoden bilden bekanntlich adultmorphologisch mit den zu den typischen Spiraliern gehörenden Anneliden eine Einheit als „Articulata“.

Ihre ursprüngliche Furchung dürfte total-aequal gewesen sein. Diese findet sich noch heute etwa bei Tardigraden, gewissen Pantopoden, niederen Krebsen (z. B. *Polyphemus* (21), *Moina*, *Cyprideis* und verschiedenen Copepoden sowie Cirripediern) sowie unter den Malacostraca bei den Penaeiden und den Euphausiaceen.

Diese beiden letzteren Gruppen sind auch hinsichtlich ihres freischwimmenden Nauplius primitiv geblieben. Die Penaeiden zeigen zudem die ursprüngliche Invaginationsgastrula.

„Leider“ finden sich unter den erwähnten Beispielen keine eindeutigen Anklänge an die Spiralfurchung mehr. Immerhin ist von ANDERSON (1973) für verschiedene Cirripedier wie *Tetraclita*, *Chthamalus* und *Chamaesipho* Spiralfurchung geltend gemacht worden. Freilich ist hier u. E. die oft noch offene Bildungsleistung jeder Blastomere zu prüfen, um eine allfällige gesicherte Homologisierung wagen zu können.

Dagegen kommt bei unterschiedlichsten Arthropodengruppen (Tab. 2) als mögliche Zwischenform die gemischte Furchung (22) mit einem Wechsel von total zu superfiziell vor; sie kann gut zur für die v.a. bei pterygoten Insekten dominierenden superfiziellen Segmentierung (23) überleiten. Diese dürfte sich wahrscheinlich innerhalb der Gliederfüßler mehrfach, d.h. polyphyletisch, herausgebildet haben.

TABELLE 1.

Übersicht der wichtigsten Furchungstypen.  
 — Die fettgedruckten Zahlen beziehen sich auf Abb. 1 —

---

A TOTAL (Dotter mitgefurcht)

- a) **radiär (1, 2, 9, 21, 27, 35)**: Blastomeren der einzelnen Kränze radiärsymmetrisch um die animal-vegetative Keimlängsachse gruppiert, regulativ.
- spiralig (11-16)**: Blastomeren der einzelnen Kränze durch schrägergerichtete Teilungsspindeln jeweils dexio- bzw. leiotrop spiralig gegeneinander verschoben; Brechungsfurchen im 4 Zellstadium als Voraussetzung dafür.  
 Oft: Kreuz der Spiraler,  
 Urmesoblast (Urmesodermzelle) 4 d,  
 Ursomatoblast 2 d  
 determinativ.
- bilateralsymmetrisch (28)**: frühe Betonung der bilateralsymmetrischen, mit der Keimsymmetrie zusammenfallenden Längsachsen, determinativ.
- disymmetrisch (8)**: frühe Betonung der beiden Symmetrieachsen des Adultus (Schlund- und Tentakelebene)
- 

b) diverse abgeleitete Typen, wie z. B.:

asymmetrisch/asynchrone Furchung der Eutheria (39), sekundär totale Furchung der Arthropoden (25, 26), anarchische Furchung (Blastomeren-Anarchie) als Anpassung an ectolecithale Eier (16) etc.

---

B PARTIELL (Dotter nicht gefurcht)

- superfiziell (23)**: unter Bildung eines oberflächlichen Blastoderms durch die zentrifugal auswandernden Furchungsenergiden. Die Keimanlage erscheint ventral.
- diskoidal (20, 30, 33, 34, 37)**: unter Bildung einer Keimscheibe (prospektiv dorsal) am animalen Eipol.
- 

Manche superfiziellen Furchungen zeigen eine frühe Sonderung von intravitellinen Vitellophagen als transitorisches Entoderm in Form von im Dotter zurückbleibenden Furchungsenergiden; oft kommt freilich auch die postgastruläre Ablösung von perivitellinen Vitellophagen vor (vgl. FIORONI 1970).

Bei mit reichen extraembryonalen Nährstoffen dotierten und dafür dotterarmen Formen hat sich eine sekundär total gewordene Furchung etabliert. Dies gilt z. B. für gewisse Onychophoren (25) (*Eoperipatus*, *Macroperipatus*), Skorpione (*Hormurus*), die Pseudoskorpione (26) und verschiedene parasitische Insekten (z. B. *Aphis*, *Litomastix*, *Pemphigus*, *Platygaster*). Sie ist oft mit der Bereitstellung von Blastomeren bzw. auch Richtungskörpern zur Bildung von Embryonalhüllen kombiniert.

Bei den urtümlichen Protracheata (Onychophora) sind alle von der superfiziellen Furchung bis zur totalen Furchung reichenden Zwischenstadien nachweisbar.

Sehr dotterreiche Ontogenesen bei Onychophoren und Skorpionen (24) lassen äußerlich starke Anklänge an die Diskoidalfurchung erkennen. Da die Keimanlage ventral liegt, ist aber eine Homologisierung mit der typischen Diskoidalfurchung nicht durchführbar.

### 3.6 Die Linie der niederen Chordaten

Die Acrania (28) und Ascidien zeigen heute eine determinierte bilateralsymmetrische Furchung. Eine Zurückführung auf die anzunehmende ursprüngliche radiärsymmetrische Furchung ist nicht durch rezente Zwischenformen demonstrierbar.

Andererseits läßt sich die frühe, zur Ausbildung eines gelben und eines hellgrauen Halbmondes führende ooplasmatische Segregation der Ascidien mit derjenigen der Amphibien vergleichen, wo der graue Halbmond nach radiärsymmetrischer Furchung formiert wird. Die Beziehung der beiden, jeweils auf der Urmundseite liegenden grauen Halbmonde zur Ausrichtung der Körperachsen stimmt überein.

Bei den Salpen (Thaliacea) wird die Furchung infolge der zwischen die Blastomeren eingestreuten Kalymmocyten anarchisch und unregelmäßig (29). Die gleichfalls mit „Hilfszellen“ (Follikelzellen) dotierten dotterreichen Eier der Pyrosomiden furchen sich dagegen diskoidal (30).

### 3.7 Die Linie der Wirbeltiere

Unter den Anamniern sind mehrfache, von total-radiärer zu partiell-diskoidaler Furchung reichende phylogenetische Reihen nachweisbar, die im vegetativen Bereich sukzessive eine Retardierung der Furchenbildung aufweisende Zwischenstadien aufweisen. Eine Linie führt von den „Altfischen“ (31, 32) zu den Teleostiern (33) bzw. Selachiern (34).

Letztere können teilweise trotz ihrer rein diskoidalen Furchung in den Zellen der Keimscheibe intensiv Dotter speichern (FIORONI 1980).

Bei den Cyclostomen tritt partielle und totale Furchung auf. Die Amphibien zeigen alle Übergänge von totaler Radiärfurchung (35) in Richtung auf Meroblastie (36), wenn auch die Gymnophionen den Status der reinen Diskoidalfurchung noch nicht völlig erreichen.

Die dank ihrer „terrestrischen Eier“ vom Wasser als Entwicklungsmilieu unabhängig gewordenen Tetrapoden furchen sich primär diskoidal. Dieser Sauropsidenzustand gilt für Reptilien und Vögel (37).

Entsprechend ihrer Reptilienabkunft zeigen die primitivsten heute lebenden Säuger, die Monotremata (= Pro(to)theria) noch Discoidalfurchung. Die durch eine frühe „Dotterelimination“ gekennzeichnete totale Furchung der Marsupialia (= Metatheria) (38) leitet zur dotterlosen, totalen asynchronen Furchung der Eutheria (Placentalia) über (39) (vgl. FIORONI 1973; Abb. 28). Die spätere Entwicklung der beiden letzteren Säugertypen verläuft in Verbindung mit der Placentation trotz der vorangegangenen totalen Furchung meroblastisch.

## 4. FURCHUNGSTYPEN UND SYSTEMATISCHE GROSSGRUPPEN

U. a. basierend auf der Variabilität des Blastoporusverhaltens im Bereich der neu definierten Protostomier (FIORONI 1980) unterstützen wir die Gliederung der Bilaterien



Tab. 2. — *Furchungstypen bei den einzelnen Tiergruppen.*

		total						partiell				
PARAZOA		r						u <sub>1</sub>				
COELENTERATA												
Cnidaria	Hydrozoa	r	ps				i			su	su <sub>1</sub>	
	Scyphozoa	r	ps								su <sub>1</sub>	
	Anthozoa	r	ps				i			su	su <sub>1</sub>	
Acnidaria					di							
ARCHICOELOMATA												
Tentaculata	Phoronida		s <sub>2</sub>									
	Bryozoa	r <sub>1</sub>										
	Brachiopoda	r <sub>1</sub>										
Chaetognatha		r										
Echinodermata		r		b <sub>1</sub>				u <sub>1</sub>		su		
Enteropneusta		r										
Pogonophora			s <sub>2</sub>									
GASTRONEURALIA												
Plathelminthes	Turbellaria		s	s <sub>2</sub>			an					
	Trematodes					a	an					
	Cestodes	r (?)					an					
Nemertini			s	s <sub>2</sub>								
Nemathelminthes	Rotatoria			s <sub>2</sub>								
	Gastrotricha				b <sub>1</sub>							
	Kinorhyncha	?										
	Nematoda				b <sub>1</sub>							
	Nematomorpha	?										
	Acanthocephala			s <sub>2</sub>								
	Priapulida	?										
Kamptozoa				s <sub>2</sub>								
Annelida	Polychaeta		s									
	Oligochaeta		s <sub>1</sub>									
	Hirudinea		s <sub>1</sub>									
Echiurida			s									
Sipunculida			s									
Myzostomida			s									
Tardigrada		r										
Pentastomida		r (?)										
Onychophora		st								d <sub>2</sub>		
Arthropoda	Crustacea	r		s <sub>2</sub>				u <sub>1</sub>			su	
	Chelicerata	st						u <sub>1</sub>		d <sub>2</sub>	su	
	Pantopoda	st (?)										
	Insecta	st						u <sub>1</sub>			su	

		total						partiell		
Mollusca	Chilopoda							u <sub>1</sub>		su
	Diplopoda							u <sub>1</sub>		
	Symphyla							u <sub>1</sub>		
	Pauropoda									
	Polyplacophora	s								
	Aplacophora	s								
	Scaphopoda	s								
	Bivalvia	s <sub>1</sub>								
	Gastropoda	s								
	Cephalopoda							d		
NOTONEURALIA										
Tunicata	Appendicularia			b						
	Asciacea			b						
	Thaliacea			b		an				
	Pyrosomida							d		
Acrania			b							
Vertebrata	Cyclostomata	r						u <sub>2</sub>	d	
	Osteichthyes:									
	„Altfische“	r						u <sub>2</sub>		
	Teleostei								d	
	Chondrichthyes	r							d	
	Amphibia	r						u <sub>2</sub>		d <sub>1</sub>
	Reptilia								d	
	Aves								d	
Mammalia					a		u <sub>3</sub>	d		

Abkürzungen der Furchungstypen :

a: asymmetrisch, asynchron, an: anarchisch, unregelmäßig, b: bilateralsymmetrisch, b<sub>1</sub>: abgewandelt bilateralsymmetrisch, d: discoidal, d<sub>1</sub>: fast discoidal, d<sub>2</sub>: stark der Discoidalfurchung ähnlich, di: disymmetrisch, i: irregulär, ps: Pseudospiralfurchung, r: radiär, r<sub>1</sub>: abgewandelt radiär, s: spiralg, s<sub>1</sub>: abgewandelt, aber noch typisch spiralg, s<sub>2</sub>: stark abgewandelt spiralg, st: sekundär total, su: superfiziell, su<sub>1</sub>: stark der superfiziellen Furchung ähnelnd, u<sub>1</sub>: Übergang zwischen total und superfiziell, u<sub>2</sub>: Übergang zwischen total und discoidal, u<sub>3</sub>: Übergang zwischen discoidal und total, ?: Furchung nicht oder sehr ungenügend bekannt bzw. nicht einzuordnen.

— Die systematisch umstrittenen Pogonophoren sind unter den Archicoelomaten aufgeführt.

in die basalen Archicoelomata und die evolvierten Gastro- und Notoneuralia als Neocölo-maten. Diese u. a. durch ULRICH (1951) und SIEWING (1976, 1980) vertretene Ansicht findet in der hier kurz umrissenen Evolution der Furchungstypen eine weitere Stütze.

Die basale, bei den Parazoen und Cnidariern verwirklichte Radiärfurchung ist bei manchen Archicoelomaten noch konserviert. Die protostomen Phoroniden mit ihrer vereinfachten Spiralfurchung ohne Urmesodermzellen könnten zur typischen Spiralfurchung der protostomen Gastroneuralier überleiten. Die Endzustände der Spirallinie werden durch die partiell-superfizielle Furchung der Arthropoden bzw. die partiell-diskoidale Furchung der Cephalopoden repräsentiert.

Deuterostome Archicoelomaten wie Echinodermen und Enteropneusten besitzen eine Radiärfurchung, die innerhalb der Wirbeltiere unter den Anamniern oft auftritt.

Die niederen Chordaten mit ihrer determinativen bilateralsymmetrischen Segmentierung dürften einen Seitenzweig darstellen. Endzustände der deuterostomen Notoneuralierlinie sind einerseits die partiell-diskoidale Furchung der Sauropsiden und Prototherien bzw. die abgeleitete totale, aber von einer meroblastischen Entwicklung gefolgte Eutherienfurchung.

Es fällt auf, daß sowohl bei Gastro- als auch bei Notoneuraliern als abgeleiteter Zustand jeweils partielle Furchungstypen auftreten; diese können in beiden systematischen Großgruppen — in Anpassung an besondere Ernährungsbedingungen — als tertiärer Zustand wiederum sekundär total werden.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Es wird versucht, die Evolution der einzelnen Furchungstypen mit der eine Aufgliederung in Archicoelomaten, Gastro- und Notoneuralier vorschlagenden systematischen Großgliederung der Bilateria in Einklang zu bringen.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- ANDERSON, D. T.: 1973. Embryology and Phylogeny in Annelids and Arthropods. *Pergamon Press, Oxford, New York*.
- BANDEL, K. 1982. Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. *Facies* 7: 1-198.
- FIORONI, P. 1970. Am Dotteraufschluß beteiligte Organe und Zelltypen bei höheren Krebsen; der Versuch zu einer einheitlichen Terminologie. *Zool. Jb. Anat.* 87: 481-522.
- 1973. Einführung in die Embryologie, *BLV*, München.
- 1974. Die Sonderstellung der Tintenfische. *Natw. Rundschau* 27: 133-143.
- 1979. Abänderungen des Gastrulationsverlaufes und ihre phylogenetische Bedeutung. Erlanger Symposium 1977 „Strukturanalyse und Evolutionsforschung“. *P. Parey Verlag, Hamburg/Berlin*: 101-119.
- 1979 a. Zur Struktur der Pollappen und der Dottermakromeren — eine vergleichende Übersicht. *Zool. Jb. Anat.* 102: 395-430.
- 1982. Allgemeine Aspekte der Molluskenentwicklung. *Zool. Jb. Anat.* 107: 85-121.
- MANGOLD, K. und P. FIORONI. 1970. Die Sonderstellung der Cephalopoda. *Zool. Jb. Syst.* 97: 522-631.
- MERGNER, H. 1971. Cnidaria, in: REVERBERI, G. (Ed.). Experimental embryology of marine and fresh-water invertebrates. *Norih-Holland Publ. Comp. Amsterdam, London*: 1-84.
- SIEWING, R. 1969. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. *P. Parey Verlag, Hamburg/Berlin*.
- 1976. Probleme und neuere Erkenntnisse in der Groß-Systematik der Wirbellosen. *Verh. dt. zool. Ges. Hamburg*: 59-82.
- 1979. Homology of deavage-types? Erlanger Symposium 1977 „Strukturanalyse und Evolutionsforschung“. *P. Parey Verlag, Hamburg/Berlin*: 7-18.
- 1980. Das Archicoelomatenkonzept. *Zool. Jb. Anat.* 103: 439-482.
- STEINBOECK, O. und B. AUSSERHOFER. 1950. Zwei grundverschiedene Entwicklungsabläufe bei einer Art (*Prorhynchus stagnalis* M. Sch., Turbellaria). *Wilhelm Roux Arch. Entw. Mech. Org.* 144: 155-177.
- ULRICH, W. 1951. Vorschläge zu einer Revision der Großeinteilung des Tierreiches. *Verh. dt. zool. Ges.* 15: 244-271.